Institut royal des Sciences naturelles de Belgique

BULLETIN

Tome XXXI, n° 55
Bruxelles, octobre 1955.

Koninklijk Belgisch Instituut voor Natuurwetenschappen

MEDEDELINGEN

Deel XXXI, nr 55
Brussel, October 1955.

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE MORPHOLOGIQUE, SYSTÉMATIQUE ET PHYLOGÉNIQUE DES ÉPHÉMÉROPTÈRES JURASSIQUES D'EUROPE CENTRALE.

II. — *Pœdephemeridœ*,

par Georges DEMOULIN (Bruxelles).

(Avec 1 planche hors texte.)

Dans une note récente (1955), j'ai montré combien l'interprétation classique des *Mesephemeridæ*, Éphéméroptères des calcaires jurassiques de Bavière, était erronée. Le déchiffrement complet de leur nervation m'a permis d'établir que ces insectes constituaient une famille de Permoplectoptères déjà représentée dans le Permien supérieur du nord de la Russie par *Palingeniopsis præcox* MARTYNOV. Il ne s'agit donc pas d'Euplectoptères archaïques, bien qu'ils puissent avoir donné naissance aux deux familles actuelles des *Palingeniidæ* et des *Behningiidæ*, et aussi peut-être aux *Ephemeropsidæ* de la fin du Secondaire.

D'autres formes plectoptériennes, également trouvées dans la pierre lithographique de Solenhofen et d'Eichstädt, ont été placées dans les genres *Hexagenites* SCUDDER, *Pædephemera* HANDLIRSCH et *Stenodicranum* DEMOULIN. Pour chacune de ces coupes génériques, une famille a été établie : *Hexagenitidæ*

DEMOULIN (= *Prosopistomidæ Hexagenitinæ* LAMEERE), *Pædephemeridæ* LAMEERE et *Stenodicranidæ* DEMOULIN.

On connaît, en fait, encore fort peu ces Éphémères.

Les *Pædephemera*, dont l'aile I quoique triangulaire ne présenterait pas, selon A. LAMEERE (1917), de tornus marqué, restaient, d'après A. HANDLIRSCH (1908), fort primitifs en ce que leur aile II n'était que d'un quart à un tiers plus courte que son homologue mésothoracique.

L'aile II de *Hexagenites* n'est pas décrite, mais la mésothoracique présente une étroite similitude de structure avec celle des actuels *Chromarcys* NAVAS et *Pseudoligoneuria* ULMER, et j'avais été amené (1953, 1954) à grouper ces trois genres dans une même famille, pour laquelle je reprenais le nom proposé en 1917 par A. LAMEERE : *Hexagenitidæ*.

Enfin, conformément aux données de H. HAGEN (1862), et en opposition avec celles de A. HANDLIRSCH (loc. cit.), « *Ephemera* » *cellulosa* HAGEN doit avoir une aile postérieure courte. Son aile antérieure rappelle celle des *Hexagenitidæ*. Ce ne peut donc être une *Mesephemera*, et je l'avais isolée (1954) dans un genre *Stenodicranum*, type de la famille des *Stenodicranidæ*.

L'examen du matériel du Musée Teyler, et la comparaison de ces insectes avec les données de la littérature pour d'autres formes, tant jurassiques de *Pædephemeridæ* qu'actuelles d'*Hexagenitidæ*, m'a amené à une conclusion un peu différente de celle que j'ai exposée en 1954. Les *Pædephemeridæ*, *Hexagenitidæ* et *Stenodicranidæ* doivent apparemment être rassemblés dans une seule famille qui, pour raison de priorité, s'appellera *Pædephemeridæ*.

MORPHOLOGIE DES *Pædephemeridæ*.

L'aile antérieure est triangulaire, avec un tornus bien marqué. Les C, SC, R^1 et R^2 sont parallèles, et atteignent l'apex de l'aile. Les nervures radiales et leurs intercalaires sont au complet, et manifestent parfois un début de gémination. MA, qui est banalement anastomosée à la base de R-R^s, bifurque au delà du milieu de l'aile; ses deux branches (MA^1 et MA^2) présentent ce caractère particulier d'être parallèles ou, pour mieux dire, — étant donné leur courbure vers l'arrière — concentriques. Il y a une IMA, parfois un peu géminée à MA^2. MP bifurque non loin

de la base de l'aile; IMP, indépendante, est (? toujours) longue. Il peut y avoir des marginales plus ou moins développées entre les branches de la médiane postérieure. CUA, issue de la base et non incurvée dans sa partie proximale, est presque parallèle au bord postérieur de l'aile. Elle émet plusieurs sigmoïdales qui atteignent la marge et peuvent être séparées par des marginales. Parfois, la plus basilaire des sigmoïdales forme une CUA^2, et celles qui suivent sont anastomosées de façon à former une ICUA longitudinale irrégulière. CUP et A^1 régulièrement courbées. Comme R. J. TILLYARD l'a déjà figuré (1923), il existe un « costal brace » rappelant bien plus celui des Permoplectoptères que la nervure humérale des Euplectoptères banaux.

L'aile postérieure, bien connue chez les formes actuelles, l'est beaucoup moins bien chez les fossiles. On peut, chez les premières, noter un calus costal relativement peu marqué, une SC courbée en S dans sa moitié basilaire et calquée d'assez loin par R^1. Trois ou quatre radiales. MA simple, unie à sa base avec $R\text{-}R^s$. MP^1 plus ou moins longuement bifide (par capture apparemment d'une longue marginale), parfois avec une intercalaire et l'une ou l'autre marginale courte. IMP présente, issue de la base de l'aile ou de MP^2; celle-ci indépendante de MP^1. CUA légèrement et régulièrement courbée, avec des sigmoïdales assez nombreuses. CUP et A^1 courbées, simples. L'aile, dont le bord externe se continue par un angle plus ou moins net dans le bord postérieur, semble relativement plus large chez les formes actuelles (tornus mieux marqué) que chez les fossiles.

On ignore tout de la morphologie du corps, et de celle des pattes. Chez les formes actuelles, les cerques latéraux semblent bien développés, et le paracerque est plus court. On ne sait rien de ceux des formes jurassiques.

Les genitalia sont mal connus. Il semble que *Hexagenites* possédait (fig. 1) un gonostyle bâti sur le type de celui des *Palingenia* actuels : long article basilaire, suivi de six autres beaucoup plus courts. Chez la larve mâle de l'actuel *Pseudoligoneuria feuerborni* ULMER, l'ébauche des gonostyles montre un court article basilaire, et un second, distal et plus long, qui est peut-être plurisegmenté chez l'adulte. Chez cette même forme, les yeux du mâle semblent plus volumineux que ceux de la femelle (*teste* G. ULMER, 1939).

COMPOSANTES DES *Pædephemeridæ*.

Ainsi que je l'ai laissé entendre plus haut, cinq genres, trois fossiles — dont l'un est superflu — et deux actuels, peuvent être classés comme *Pædephemeridæ*. On les répartira en deux groupes, d'après des caractères nervuraires qui, ici ne paraissent pas résulter d'un dimorphisme sexuel.

Groupe I. — Les nervures radiales et médianes antérieures de l'aile I ne présentent pas de gémination. Le champ cubital est particulièrement large, et les sigmoïdales de la CUA ne sont pas anastomosées en ICUA longitudinale. Ce groupe comprend deux genres :

Genre Pædephemera HANDLIRSCH, 1908, restr.

= *Mesephemera* HANDLIRSCH, 1908, partim; = *Stenodicranum* DEMOULIN, 1954).

Ce genre n'est connu que du jurassique bavarois. Quatre espèces y ont été placées par A. HANDLIRSCH (loc. cit.). Je n'y garde que le générotype, *P. multinervosa* (OPPENHEIM, 1888). Il ne faut sans doute pas en séparer l'*Ephemera cellulosa* HAGEN (1862) (1) que A. HANDLIRSCH (loc. cit.) considérait comme une *Mesephemera* et dont j'avais fait le type du genre *Stenodicranum*. L'aile antérieure est longue de 21-22 mm, et l'aile postérieure est (probablement) moitié moins longue, et ovalaire. On notera que la figure fournie par A. HANDLIRSCH pour l'holotype de *P. multinervosa* est certainement inexacte en ce qui concerne la forme générale de l'aile antérieure (apex trop court et trop arrondi) et le nombre des nervures longitudinales (radiales, médianes postérieures). A l'aile postérieure, R^s se sépare de MA à mi-longueur de l'aile, de même que IMP de MP^2. C'est chez *cellulosa* que R. J. TILLYARD (1923) a figuré un « costal brace » permoplectoptérien.

(1) Nom prioritaire.

Genre Chromarcys NAVAS, 1932.

Genre actuel, représenté, en Chine orientale, par le seul générotype : *Ch. magnifica* NAVAS. Cette espèce n'est connue que par l'holotype femelle, à ailes I et II respectivement longues de 28 et 12 mm. Il semble que la figure originale fournie par L. NAVAS (loc. cit., fig. 45) est plus exacte pour les grandes lignes de la nervation qu'on pourrait le croire au premier abord.

Le genre *Chromarcys* diffère surtout de *Pædephemera* par la largeur plus grande de son aile postérieure, à IMP issue de la base et parallèle à MP^2 qui l'est elle-même à CUA.

Des raisons d'ordre stratigraphique et géographique peuvent également militer en faveur du maintien de la validité des deux genres.

Groupe II. — Les nervures radiales et médianes antérieures de l'aile I présentent un début de gémination de type oligoneuridien. Les sigmoïdales de CUA sont anastomosées en une ICUA irrégulière. Ce groupe comprend également deux genres :

Genre Hexagenites SCUDDER, 1880.

(= *Pædephemera* HANDLIRSCH, 1908, partim).

Genre jurassique, bavarois. Contrairement à l'hypothèse de F. M. CARPENTER (1932), il n'est pas synonyme de *Mesephemera* HANDLIRSCH.

Une seule espèce y a été décrite : *H. weyenberghi* SCUDDER (1880), dont l'aile antérieure est longue de 16 mm. J'en considère comme synonyme *Pædephemera oppenheimi* HANDLIRSCH (1908), dont l'aile mésothoracique est de même longueur. Il est possible que l'*Ephemera mortua* HAGEN (1862), dont l'aile I atteint 19 mm, et qui semble bien être un *Hexagenites*, soit une espèce distincte. Il n'est cependant pas exclu que cette inégalité de longueur alaire corresponde à une différence sexuelle. On ne connaît pas le détail de la nervation de l'aile postérieure.

J'ai pu examiner, du Musée Teyler, un spécimen représenté par l'empreinte et sa contre-empreinte (n°s 15389/15390). Rapporté à *Ephemera mortua* HAGEN par H. WEYENBERGH

(1874) et par T. C. WINKLER (1876), il a été ultérieurement déterminé comme *Ephemera* sp. par le dernier auteur (1896) et par F. MEUNIER (1897). L'insecte (fig. 1; pl. I, fig. 1) est couché sur le flanc, et montre les deux ailes antérieures superposées. On ne voit pratiquement rien de l'aile postérieure. Il s'agit indiscutablement d'un *Hexagenites*, que son aile mésothoracique longue de 19 mm permet de rapporter à *H. mortua* (HAGEN). On y voit en outre la trace d'un appendice plurisegmenté dans lequel je crois reconnaître un gonostyle (fig. 1).

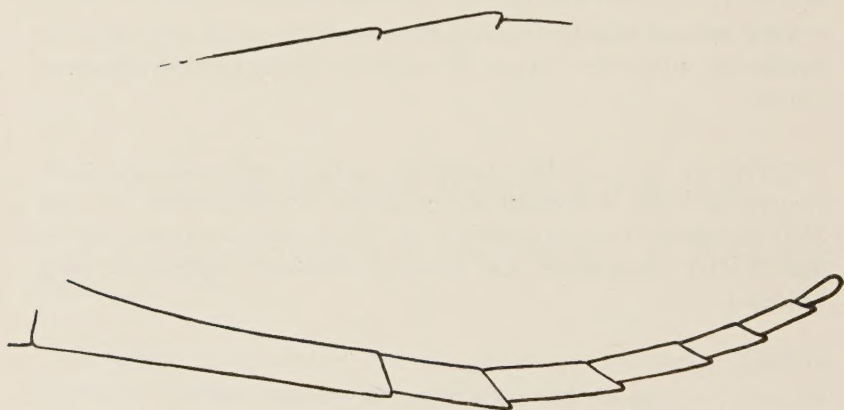


Fig. 1. — *Hexagenites mortua* (HAGEN), ♂, gonostyles du spécimen de la planche I; × 26 environ.

Genre Pseudoligoneuria ULMER, 1939.

Genre actuel. Le générotype, *Ps. feuerborni* ULMER, est de Sumatra; une seconde espèce, non décrite, a été signalée de Chine orientale. Ces deux formes ne sont connues qu'au stade larvaire.

L'aile antérieure ressemble très fort à celle de *Hexagenites* (2). A l'aile postérieure, IMP, MP^2 et CUA sont disposées comme chez *Chromarcys*.

(2) Chez *Ps. feuerborni*, elle doit atteindre 15 à 20 mm.

De même que pour ce dernier genre, on peut invoquer des raisons d'ordre stratigraphique et géographique pour reconnaître à *Pseudoligoneuria* une valeur systématique et le séparer de *Hexagenites*.

Position systématique et signification phylogénique des *Pædephemeridæ*.

De même que les *Mesephemeridæ*, les *Pædephemeridæ* ont d'abord été considérés comme des formes de transition entre les Permoplectoptères et les Euplectoptères (R. J. Tillyard, 1932; A. Lameere, 1917, 1934). Ensuite, on y a vu des Euplectoptères encore fort primitifs, sans rapports aucuns avec les formes du Primaire (A. V. Martynov, 1938; R. Jeannel, 1949; D. Laurentiaux, 1953). Comme pour les *Mesephemeridæ* encore, il semble que ces interprétations de la signification phylogénique des *Pædephemeridæ* soient au moins en partie inexactes.

Un problème, loin encore d'être résolu, est celui de l'origine des *Pædephemeridæ*. C'est que ceux-ci, avec leur « costal brace » archaïque et leur aile postérieure réduite, constituent un compromis entre les types permoplectoptérien et euplectoptérien.

La question se complique encore du fait que l'aile I des *Pædephemeridæ* présente une MA qui, avec ses branches concentriques, s'écarte de ce que l'on connaît chez l'ensemble des Plectoptères. On peut se demander toutefois si ce type nervural particulier n'est pas en rapport avec un stade déterminé de la triangularisation de l'aile I, elle-même liée à la réduction de superficie de l'aile II. On peut d'autant mieux le supposer que le même cas se retrouve chez les *Ephemeropsis*, Euplectoptères archaïques, et même chez les Paléodictyoptères du genre *Lithoneura* Carpenter. Or, *Ephemeropsis*, et un peu aussi *Lithoneura*, montrent une aile postérieure ayant commencé à se réduire en surface.

Par l'ensemble de leurs autres caractères nervuraux, surtout ceux du champ cubito-anal de l'aile I, les *Pædephemeridæ* rappellent assez bien les Siphlonurides (s.l.), que l'on s'entend classiquement à considérer comme les Éphémères les plus archaïques de la faune actuelle. Notons à ce sujet que, si la figure originale de A. Handlirsch (1908, pl. XLVI, fig. 28) est exacte, la *Pædephemera schwertschlageri* Handlirsch n'appartient pas à ce genre, et constitue un deuxième type siphlonuridien. Mais bien que — pour je ne sais trop quelle raison —

on ait voulu trouver l'origine des Siphlonurides chez les *Protereismatidæ,* il n'est pas encore possible actuellement de dire exactement de quel groupe paléozoïque ils dérivent.

En fait, le champ cubital antérieur de l'aile I des *Pædephemeridæ* rappelle surtout celui des *Isonychiidæ.* La présence d'un « costal brace » chez les premiers indique, par ailleurs, leur origine permoplectoptérienne. Cette filiation est-elle directe ? Ou a-t-elle eu lieu par l'intermédiaire de Siphlonurides et d'Isonychiides primitifs ? Il n'est pas encore possible d'en juger, pas plus que de préciser de quel ancêtre permoplectoptérien il s'agit.

Par contre, on sait maintenant que les *Pædephemeridæ* ont duré, pratiquement sans changement, du Jurassique *(Pædephemera, Hexagenites)* jusqu'à nos jours *(Chromarcys, Pseudoligoneuria)*. C'est là un deuxième cas de longue vie d'un phylum d'insectes réputés fragiles (le premier cas nous est fourni par les *Mesephemeridæ* permo-jurassiques). Un troisième cas est celui de « *Pædephemera* » *schwertschlageri* HANDLIRSCH forme siphlonuridienne à aile I pourvue d'une MA à branches divergentes, mais que son champ cubital antérieur rapproche des *Isonychiidæ.*

Enfin, si les premières étapes de la formation du phylum pédéphémérien restent une énigme, on possède par contre quelques lueurs sur leurs plus proches collatéraux.

J'ai déjà relevé (1953) l'étroite parenté qui unit, tant dans la morphologie larvaire que dans certains traits de la nervation, les *Pædephemeridæ* aux *Oligoneuriidæ,* qui ont également des traits communs avec les *Isonychiidæ.* J'ai montré que les *Elassoneuria* (Oligoneuriides éthiopiens et malgaches) ont une aile qui rappelle étrangement celle de *Pseudoligoneuria* si on dépouille celle-ci de la plus grande partie de sa nervation secondaire (intercalaires, marginales, majorité des transverses). La larve de *Pseudoligoneuria* est de type nettement oligoneuridien.

On notera cependant que les *Oligoneuriidæ* ont un champ cubital antérieur de l'aile I à bords non parallèles, et s'écartent donc, par ce caractère, des *Pædephemeridæ* (et des *Isonychiidæ*). Mais peut-être cette différence est-elle avant tout due, chez les *Oligoneuriidæ,* à l'ouverture plus grande de MA^1-MA^2 ?

De toute façon, je crois provisoirement pouvoir admettre que des *Pædephemeridæ* archaïques se trouvent à l'origine des *Oligoneuriidæ.*

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.

CARPENTER, F. M., 1932, *Jurassic Insects from Solenhofen in the Carnegie Museum and the Museum of Comparative Zoölogy.* (Ann. Carnegie Mus., XXI, p. 97.)

DEMOULIN, G., 1953, *A propos d'Hexagenites weyenberghi Scudder, Ephéméroptère du Jurassique supérieur de Solenhofen.* (Bull. Inst. roy. Sci. nat. Belg., XXIX, 25.)

— , 1954, *Essai sur quelques Ephéméroptères fossiles adultes.* (Volume Jubilaire V. Van Straelen, I, p. 549.)

— , 1955, *Contribution à l'étude morphologique, systématique et phylogénique des Ephéméroptères jurassiques d'Europe Centrale. I. Mesephemeridæ.* (Bull. Inst. roy. Sci. nat. Belg., XXXI, 39.)

HAGEN, H., 1862, *Ueber die Neuropteren aus dem lithographischen Schiefer in Bayern.* (Palæontographica, X, p. 96.)

HANDLIRSCH, A., 1906-1908, *Die fossile Insekten, und die Phylogenie der rezenten Formen.* (Leipzig, Engelmann.)

JEANNEL, R., 1949, *Les Insectes. Classification et Phylogénie. Les Insectes fossiles. Evolution et Géonémie.* (in GRASSÉ, P. P., Traité de Zoologie, IX, Paris.)

LAMEERE, A., 1917, *Etude sur l'évolution des Ephémères.* (Bull. Soc. Zool. France, XLII, p. 41.)

— , 1934, *Ephéméroptères.* (Précis de Zoologie, IV, p. 177.)

LAURENTIAUX, D., 1953, *Classe des Insectes.* (in PIVETEAU, J., Traité de Paléontologie, Paris, III, p. 397.)

MARTYNOV, A. V., 1938, *Etudes sur l'Histoire géologique et de Phylogénie des ordres des Insectes (Pterygota). I. Palæoptera et Neoptera-Polyneoptera.* (Trav. Inst. Pal. Acad. Sci. U. R. S. S., VII, 4.)

MEUNIER, F., 1897, *Revue critique de quelques insectes fossiles du Musée Teyler.* (Arch. Mus. Teyler, (2), V, p. 217.)

NAVAS, L., 1932, *Insecta Orientalia. Xa series.* (Mem. Pont. Accad. Sci. Nuovi Lincei, XVI, p. 921.)

TILLYARD, R. J., 1923, *The Wing-Venation of the Order Plectoptera or May-flies.* (Journ. Linn. Soc. London, Zool., XXXV, 231, p. 143.)

— , 1932, *Kansas Permian Insects. XV. The Order Plectoptera.* (Amer. Journ. Sci., (5), XXIII, p. 97.)

ULMER, G., 1939, *Eintagsfliegen (Ephemeropteren) von den Sunda-Inseln.* (Arch. Hydrobiol., Suppl. XVI, p. 443.)

WEYENBERGH, H., 1874, *Varia zoologica et palæontologica.* (Periódico Zoológico, I, p. 77.)

WINKLER, T. C., 1876, *Musée Teyler. Catalogue systématique de la collection paléontologique. Supplément II.* (Arch. Mus. Teyler, II.)

— , 1896, *Id. Supplément V.* (loc. cit., (2), V.)

INSTITUT ROYAL DES SCIENCES NATURELLES DE BELGIQUE.

EXPLICATION DE LA PLANCHE.

Fig. 1. — *Hexagenites mortua* (HAGEN), ♂, spécimen n° 153.90 du Musée Teyler (Haarlem). Ailes antérieures gauche et droite (superposées), fragments du thorax et de l'abdomen. Un peu en dessous du milieu du bord droit de la photo, on peut reconnaître l'empreinte des gonostyles. Les ailes sont accolées par leur face inférieure; les nervures convexes sont en creux; les concaves, en relief. × 6,5 environ.



G. DEMOULIN. — *Pædephemeridæ* d'Europe centrale.

Ad. Goemaere, Imprimeur du Roi, 21, rue de la Limite, Bruxelles